Beiträge zur Kenntnis der Entwicklung der Micro- und Macroprothallien

von Salvinia natans.

Inaugural-Dissertation

zur

Erlangung der Doktorwürde

der Philosophischen Fakultät der Philipps-Universität

zu Marburg

vorgelegt von

Karl Hans Göbel

aus Braunschweig.

Marburg 1935.

Buch- und Kunstdruckerei Wilh. Postberg, Bottrop i.W.

Als Dissertation angenommen am 6. April 1935.
Berichterstatter Professor Dr. Claussen.
Tag der mündlichen Prüfung: 10. April 1935.

Gedruckt mit Genehmigung der Fakultät

R. UNIV.
BIBLIOTHEEK
LEIDEN

Inhaltsangabe.

Seite

I. Einleitung. 1

II. Technisches. 2

a) Herkunft des Materials.
b) Kulturmethoden.
c) Fixierung und Weiterbehandlung.
d) Ausbettung und Ausrichtung unter dem Binokular.
e) Herstellung und Färbung der Schnitte.
f) Totalpräparation und Totalfärbung der Microprothallien.
g) Herstellung und Färbung der Spermatozoidpräparate.
h) Totalpräparation und Totalfärbung der Macroprothallien.
i) Anfertigung und Abbildung von Plastilin-Modellen.

III. Microprothalliumentwicklung. 7

a) Historisches.
b) Zahl und Größe der Sporen eines Sporangiums.
c) Lage der Microsporen und Microprothallien im Perispor.
d) Prothalliumentwicklung bis zur Bildung der Ursprungszellen der spermatogenen Komplexe.
e) Vergleich mit den Angaben Belajeff's und Yasui's.
f) Die Aufteilung der Ursprungszellen der spermatogenen Komplexe.
g) Die räumliche Gestaltung des Microprothalliums.
h) Einiges über das Spermatozoid.
i) Stellungnahme zur Theorie über die Anzahl der Antheridien.

IV. Macroprothalliumentwicklung. 14

a) Die Größenverhältnisse der Macrosporen im Vergleich zu denen der Microsporen.
b) Die Gestalt des Perispors am Keimpol.

Seite

c) Namen für die Prothalliumflächen und für die Schnittrichtungen.
d) Die Keimzeit und ihre Veränderung im Experiment.
e) Der Inhalt der ungekeimten Macrosporen.
f) Die Schilderung eines Spezialfalles der Entwicklung.
g) Die Darstellung einiger weiteren Möglichkeiten der Entwicklung.
h) Vergleich der eigenen Ergebnisse über die Entwicklung mit den Angaben in der Literatur.

V. Archegonentwicklung. 28

a) Anlage der ersten drei Archegonien.
b) Archegonentwicklung, Literaturangaben.
c) Die Fortentwicklung der Prothallien und die Anlage weiterer Archegonien, Literaturangaben.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse. 30

a) Microprothalliumentwicklung.
b) Macroprothalliumentwicklung.

VII. Literaturangabe. 32

VIII. Figurenerklärung. 34

I. Einleitung.

Die Entwicklung des Macro- und Microprothalliums von Salvinia natans ist der Gegenstand vieler Untersuchungen gewesen. Seitdem durch Hofmeister (1851) die Geschlechtigkeit der beiden Prothallien geklärt, und durch Pringsheim (1856) eine Beschreibung der Morphologie des entwickelten Macroprothalliums gegeben war, nahmen Bauke (1879, 209), Prantl (1879, 425), Arnoldi (1910, 120) und Lasser (1924, 173) Stellung zu den ersten Entwicklungsvorgängen innerhalb der Macrospore. Da die Autoren zu ganz verschiedenen Auffassungen der Macroprothalliumentwicklung gekommen sind, und besonders der räumliche Aufbau aus den bisherigen Arbeiten nicht zu erkennen ist, wurde von mir die Entwicklung des Macroprothalliums nochmals zum Gegenstand der Untersuchung genommen.

Da mir auch genügend Material an Microsporangien zur Verfügung stand, führte ich gleichzeitig eine Untersuchung über die Entwicklung des Microgametophyten von Salvinia natans durch. Ich kam hier zu einer anderen Auffassung über die ersten Entwicklungsvorgänge innerhalb der Microspore als Belajeff (1898), dessen Arbeit über die Microprothallien der Wasserfarne maßgebend geworden ist. Um dem Leser einen Gesamtüberblick zu vermitteln, halte ich es für richtig, den vollständigen Entwicklungsgang, wie er sich durch die Arbeit Belajeff's und letzthin durch meine Untersuchungen ergeben hat, nochmals darzustellen.

Da Lasser (1924) eine ausführliche Literaturzusammenstellung bringt, werde ich unter Hinweis auf diese nur die nach 1924 erschienene und die von mir außerdem benutzte, von Lasser nicht zitierte Literatur anführen.

II. Technisches.

a) Die Salviniapflanzen, welche die zur Untersuchung verwandten Macro- und Microsporen lieferten, entstammten den botanischen Gärten von Marburg, Göttingen, Münster und Berlin. Letztere erhielt ich durch die Freundlichkeit des Herrn V. Denckmann. Ferner wurde zu einem Keimungsversuch Sporenmaterial verwandt, das Stud.-Ass. Frl. Hanna Müller der Elbe bei Magdeburg im Spätsommer 1934 entnommen hatte.

b) Die Pflanzen befanden sich den Sommer über im botanischen Garten von Marburg teils in einem Zementbassin in Vergesellschaftung mit anderen Wasserpflanzen, teils wurden sie isoliert gehalten in einem floßähnlichen Behälter auf dem Teiche des botanischen Gartens. Die Pflanzen entwickelten sich vegetativ zwischen den einzelnen Balken des Floßes sehr gut und lieferten reichlich ausgereifte und keimfähige Sporen. Die Pflanzen wurden Ende Oktober eingesammelt und in glasierten Tongefäßen den Winter über in frostfreien Räumen aufbewahrt. Im Frühjahr 1933 erwies sich das gesamte Sporenmaterial des Jahres 1932 infolge einer Pilzinfektion als keimungsunfähig; die Sporeninnenräume waren von Sklerotien vollkommen ausgefüllt. Um nicht ein ganzes Jahr zu verlieren, versuchte ich im Winter 1933/34 bei dem Sporenmaterial des Sommers 1933 die Winterruhe durch geeignete Kulturbedingungen zu verkürzen. Das Sporenmaterial wurde von diesem Jahre an nicht mehr in nur einem Tongefäß aufbewahrt, sondern die Sporen wurden, in mehrere Gefäße verteilt, an verschiedenen Orten aufgestellt. Man läuft dann nicht mehr Gefahr, durch eine Pilzinfektion sämtliches Material zu verlieren. Zur Verkürzung der Winterruhe setzte ich die Sporen zunächst der Kälte aus, wobei Temperaturen bis 10^0 C unter Null die Keimfähigkeit nicht beeinträchtigten. Man muß natürlich hierbei Aufbewahrungsgefäße verwenden, die den Druck des Eises aushalten. Ich benutzte kleine, dickwandige Glasgefäße oder Blechbüchsen. Nach 2—3 Tagen, maximal sogar 3 Wochen, wurden die Sporen in zylindrische Glasschalen, deren Boden mit einer Erdschicht bedeckt war, überführt und im Treibhaus einer Tem-

peratur von 23° C über Null ausgesetzt. Regelmäßig nach 6—8 Tagen war die Entwicklung bis zum befruchtungsfähigen Macroprothallium vorgeschritten. Die Keimung der Microsporen, die zusammen mit den Macrosporen in den Kulturschalen gehalten wurden, lief in demselben Zeitraum ab.

c) Die Fixierung des Materials nahm ich nach der Ueberführung der Sporen in das Warmhaus vom ersten Tage an regelmäßig jeden Tag vor, um die Gewißheit zu haben, daß alle Entwicklungsstadien der Macro- und Microprothallien erfaßt wurden. An jedem Tage entnahm ich einer Kultur zweimal Material, einmal morgens zwischen 9 und 10 Uhr und einmal abends in der Zeit von 20—23 Uhr. Als Fixierungsmittel dienten ausschließlich die beiden Gemische nach Carnoy:

1. Fixierungsmittel:
3 Teile absol. Alkohol,
1 Teil Eisessig.

2. Fixierungsmittel:
6 Teile absol. Alkohol,
3 Teile Chloroform,
1 Teil Eisessig.

Das erste Fixierungsmittel wurde heiß benutzt. Die Fixierungsdauer betrug im ersten Gemisch 6—7 Stunden, im zweiten für Macrosporen maximal 1 Stunde, für Microsporen 24 Stunden. Macro- und Microsporen wurden im zweiten Gemisch gemeinsam in einem Glasröhrchen fixiert. Nach 1 Stunde waren die Macrosporen abgesunken oder sanken bei leichtem Aufstoßen des Glasröhrchens sofort ab. Die Microsporen schwammen noch an der Oberfläche der Fixierungsflüssigkeit und konnten mit einer Pipette in ein anderes Fixierungsröhrchen überführt werden. Auf diese Weise gelingt bei der Fixierung sehr einfach die Trennung der Macro- und Microsporen.

Das Auswaschen der fixierten Sporen geschah in 100 %igem Alkohol, dieser mußte 3—4mal täglich erneuert werden. Das Material wurde aus dem absoluten Alkohol durch drei Xylol-Alkoholstufen in täglichem Wechsel in reines Xylol übertragen. Nach Zusetzung von Paraffin zu dem Xylol im Verhältnis 1 : 1 gelangte das Material in einen Thermostaten (56—58° C) zur Aufbewah-

rung. Die Ueberführung in reines Paraffin vom Schmelzpunkte 52 ° C erfolgte nach einem Monat. Es kam dann in einen Thermostaten, der nur zur Aufnahme von xylolfreiem Paraffin dient. Werden reines und xylolhaltiges Paraffin in einem Thermostaten gehalten, so destilliert das Xylol leicht in das reine Paraffin über. Es ergeben sich dann beim Schneiden des Materials spröde und daher leicht zerbröckelnde Schnitte. Erst nach Ablauf weiterer 3—4 Monate war das Material, soweit es sich um ungeplatzte Sporen handelte, mit Paraffin genügend durchtränkt und zur Herstellung von Mikrotomschnitten geeignet.

d) Bei der Kleinheit des Objektes war makroskopisch ein Ausrichten in Paraffin zur Erlangung einer günstigen Schnittrichtung nicht möglich. Je 5—6 Sporen wurden in den dazu üblichen Glasschälchen mit einer angewärmten Pipette in das flüssige Paraffin überführt und unter dem Binokular mit ihrer Längsachse entweder parallel oder senkrecht zum Gefäßboden mittels heißer Nadeln ausgerichtet. Die Schnittführung erfolgte dann parallel zu derjenigen Seite des Paraffinblockes, die dem Boden des Ausbettungsschälchens zugewandt war. Die Microsporen wurden mit der Pipette in größerer Menge in flüssig gemachte Stellen des bereits erstarrten Paraffins überführt, sodaß von einem Schnitt immer mehrere Sporen getroffen wurden.

e) Zur Herstellung der Schnitte stand mir ein Mikrotom der Firma Miehe (Hildesheim) zur Verfügung. Als Schnittdicke wählte ich für Macro- und Microsporen 10 µ. Gefärbt wurden die Präparate regressiv mit Eisenalaun-Hämatoxylin nach Heidenhain bei einer Gegenfärbung mit Eosin-Nelkenöl.

f) Die Feststellung der räumlichen Gestaltung der Micro- und Macroprothallien erwies sich mit Hilfe der Mikrotomschnitte allein als unmöglich. Daher präparierte ich beiderlei Prothallien mittels feiner Nadeln aus der Spore heraus und untersuchte sie in Totalpräparaten.

Die Microsporangien wurden am 4. und 5. Tage der Kulturschale entnommen und in ein Gemisch von Jodjodkalium und Eosin überführt. Das Gemisch bestand aus gleichen Teilen Jod-

jodkalium und wässeriger Eosinlösung. Anstelle der Eosinlösung kann auch 1 %ige Erythrosinlösung verwandt werden. Das Freipräparieren der Microprothallien geschah unter dem Binokular auf einem Objektträger. Durch Zusatz von Glyzerin zum Jodjodkalium-Eosin ergaben sich Präparate, die für längere Zeit haltbar waren. Das Plasma innerhalb der Microprothalliumzellen färbte sich intensiv rot, und die ungefärbten Wände traten deutlich in Erscheinung. Die Kerne sind allerdings meistens durch das intensiv gefärbte Plasma verdeckt. Als günstigste Zeit für die Totalpräparation ergaben sich die Stunden von 20—23 Uhr. Tagsüber fanden sich in den Präparaten nur einkernige Sporen oder bereits fertig entwickelte Microprothallien.

g) Während dieser Zeit schwärmen auch die Spermatozoiden in den Kulturen. Ein Microsporangium mit zahlreich hervorgebrochenen Prothallien wurde in einen hängenden Tropfen gebracht. War unter dem Mikroskop das Ausschlüpfen der Spermatozoiden beobachtet, so erfolgte ihre Fixierung mit Osmiumtetroxyd in der üblichen Weise (durch Auflegen des Objektträgers mit dem hängenden Tropfen auf die Halsöffnung einer Osmiumsäureflasche). Durch Zusatz von Gentiana-Violett und Glyzerin zu dem Wassertropfen und Auflegen eines Deckglases war das Spermatozoidpräparat fertig gestellt. Nach 2—3 Tagen hatten Geißeln, Kern und Plasmasäckchen des Spermatozoids die zur Beobachtung geeignetste Farbe angenommen.

h) Die Totalpräparation der Macroprothallien führte ich an fixiertem Material aus, das bereits in Paraffin gewesen war. Die Macrosporen wurden wieder über Xylol in Alkohol gebracht und sodann in einer alkoholischen Eosinlösung total gefärbt. Nach abermaliger Ueberführung des Materials in Xylol erfolgte die Totalpräparation. Bei Herstellung der Präparate und deren Zeichnung diente zunächst Xylol als Medium. Nachdem das Deckglas durch Glasfäden abgestützt war, konnte das frei präparierte Prothallium in alle möglichen Lagen gekippt und in ihnen gezeichnet werden. Das verdunstete Xylol wurde stets durch Kanadabalsam ersetzt; auf diese Weise ergaben sich Dauerpräparate der

frei präparierten Macroprothallien. Nelkenöl erwies sich auch als geeignetes Medium bei Herstellung und Zeichnung der Präparate. Es hat gegenüber Xylol allerdings den Nachteil, daß die Prothallien sehr schnell entfärbt werden.

i) Für das Verständnis der räumlichen Gestaltung des Perispors am Keimpol der Sporen und des Macroprothalliums waren Plastilinmodelle sehr fördernd. Zu ihrer Herstellung wurden die einzelnen Schnitte einer Serie auf Pauspapier aufgenommen und auf Plastilinscheiben übertragen. Diese müssen entsprechend der Schnittdicke und der angewandten Vergrößerung ausgewalzt sein. Nachdem die Zeichnungen längs der Umrißlinien aus dem Plastilin ausgeschnitten waren, erfolgte die Rekonstruktion des Prothalliums, bzw. des Perispors, durch Aneinanderfügen dieser Plastilinscheiben entsprechend der Schnittfolge. Zur Herstellung derartiger Modelle erwiesen sich Schnittserien senkrecht zur Sporenlängsachse als am besten geeignet. Es muß nur berücksichtigt werden, daß einem jeden Modell ein Fehler senkrecht zur Schnittrichtung anhaftet, da die Plastilinscheiben mit einfachen Hilfsmitteln nie in gleicher Dicke ausgewalzt werden können. Die räumliche Form des Macroprothalliums ergab sich aber einwandfrei aus den drei Modellen, die an Hand von drei zueinander senkrecht stehenden Schnittserien hergestellt waren. Nach diesen drei Modellen wurde ein Modell angefertigt, das den Ausmaßen des Prothalliums entsprach. Es müssen zu den drei Schnittserien natürlich Prothallien von gleicher Entwicklungshöhe verwandt werden. Auf ein solches „Idealmodell" erfolgte die Uebertragung des Oberflächenzellnetzes nach einem Totalpräparat des Macroprothalliums. Eine genaue Wiedergabe der Modelle vermittelte eine photographische Aufnahme derselben mit der Leica. Nach passend vergrößerten Abzügen ergab sich durch das Pausverfahren eine zeichnerische Abbildung der Modelle.

Für die mikroskopische Untersuchung stand mir ein Zeiß-Mikroskop zur Verfügung, das mit den Okularen 1, 3, 4, den Compens.-Okularen 8 u. 12 und den Objektiven A, C, E, 1/12 (homog. Oelimmersion) ausgestattet war. Zum Zeichnen diente ein A b b e -

scher Zeichenapparat. Die Figuren wurden in großem Maßstabe gezeichnet und photographisch verkleinert.

III. Microprothalliumentwicklung.

a) Eine ausführliche Besprechung der über die Microprothalliumentwicklung von Salvinia natans erfolgten Arbeiten bringt Belajeff (1898, 145). Es sind dort die Ergebnisse der einzelnen Autoren aufgeführt und einer vergleichenden Betrachtung unterzogen. Belajeff bringt eine fast lückenlose Reihe von Entwicklungsstadien. Allerdings gelang es ihm nicht, die seiner Figur 1 (Taf. VIII) vorausgehenden Teilungsstadien aufzufinden und somit in eindeutiger Weise die Aufeinanderfolge der ersten Teilungswände festzulegen. Nach Belajeff haben Arnoldi (1910, 122) und Yasui (1911, 472) die Microprothalliumentwicklung besonders in zytologischer Hinsicht untersucht. Arnoldi bringt zur Entwicklung keine neuen Daten, sondern bestätigt die Angaben Belajeffs. Es wird aber die verschiedene Kerngröße der generativen und vegetativen Zellen konstatiert (1910, 123). Auch Yasui (1911, 472) bestätigt die Angaben Belajeffs, gibt jedoch die Bildung der „linsenförmigen Zelle" (Belajeff 1898, 158 und Taf. VIII, Fig. 4, Wand 7) bereits im Zweizellenstadium der Microspore an (1911, 472 u. Taf. XLI, Fig. 39). In den Arbeiten von Arnoldi und Yasui finden sich auch Angaben über die Zahl der Chromosomen. Arnoldi beobachtet 4 Chromosomen (1910, 122), Yasui dagegen 8 Chromosomen (1911, 473). Eine Durchsicht weiterer Angaben über die Chromosomenzahl ergibt zum Teil sehr große Differenzen. Kundt (1911, 49) gibt für den Gametophyten ebenfalls 8 Chromosomen an. De Litardière konstatiert 1918 = 8, 1921 dagegen 24 Chromosomen (Tabulae Biolog. IV, 16. VII, 118). In der Arbeit von Heitz (1926, 618) ist die Zahl der Chromosomen mit etwa 15 angegeben. Ich selbst bin auf Grund meiner Beobachtungen nur in der Lage, als untere Grenze der Chromosomenzahl des Gametophyten 12 anzugeben.

b) Die Microsporen eines Sporangiums sind von einer schaumigen Masse umschlossen, die homolog dem Perispor der Macro-

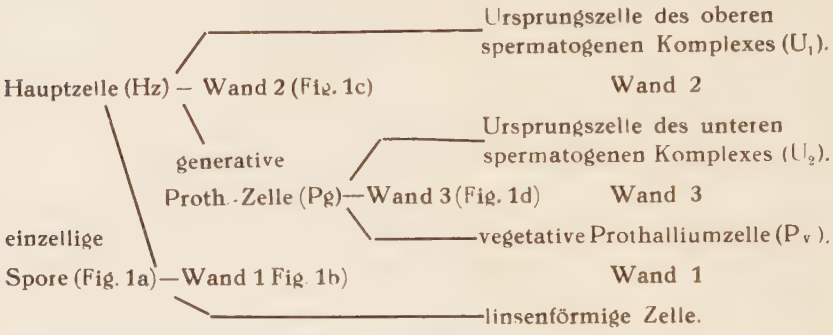
spore ist. Die Zahl der Microsporen wird von Herzog (1934, 509) mit 64 angegeben, was also 16 Microsporenmutterzellen (Kundt 1911, 49) entspricht. Die in ihrer Anlage kugeltetraedrischen Sporen nehmen durch Vorwölbung der planen Flächen Kugelform an. Der Durchmesser einer einzelnen Spore beträgt im Mittel 18 µ. Die Zahl 64 wird in Wirklichkeit sehr selten erreicht, denn es finden sich in jedem Schnitt durch ein Microsporangium immer Sporen, deren Entwicklung fehlgeschlagen ist. Der Durchmesser des kugeligen Sporangiums beträgt im Mittel 190 µ. Das Perispor füllt den Innenraum des Sporangiums vollständig aus und besitzt einen Durchmesser von 185 µ.

c) Die Microsporen sind im Perispor in einer Schicht peripher angeordnet, jedoch in ungleichen Abständen von der Oberfläche. Das im Schutze des Perispors entwickelte Microprothallium durchbricht infolge Längenwachstum der großen Prothalliumzelle (zwischen Wand 1 und 3, Fig. 1d, Taf. I), der „Basalzelle" Belajeffs (1898, 156), Perispor und Sporangiumwand. Es gelangt mit seinem vorderen Teil, der die spermatogenen Komplexe (Taf. I, Fig. 1 l, Wand 4, 2, 6 und 5, 7. 3.) enthält, mit dem Wasser, dem Lebensraume der Salvinia natans, in Berührung. Da das Microprothallium mit seinem unteren Ende stets im Perispor haften bleibt (siehe Pringsheim 1863, 510), ist durch die verschiedenen Abstände der Sporen von der Perisporoberfläche das ungleiche Längenwachstum der „Bazalzelle" und somit auch die verschiedene Länge der schlauchförmigen Microprothallien bedingt (Taf. I, Fig. 1 l u. 1 m). Ein spontanes Freiwerden der entwickelten Microprothallien, wie es Campbell (1887, 125) angibt, habe ich niemals beobachten können. Nur durch Präparation gelang es mir, die Microsporen und Prothallien aus dem Perispor zu isolieren. Auf diese Weise erhielt ich eine stetig fortlaufende Reihe von Stadien der Microprothalliumentwicklung, wie sie die Fig. 1 a — 1 m (Taf. I) wiedergeben. Die Fig. 2 a — 2 m (Taf. I) stellen entsprechende oder ergänzende Schnitte zu den Totalpräparaten dar.

d) Zu Beginn der Microsporenkeimung wird in Uebereinstimmung mit den Vorgängen bei Isoëtes (Joh. Liebig 1932,

342), Marsilia und Pilularia (Belajeff 1898) durch die uhrglasförmige Wand 1 eine kleine, linsenförmige Zelle abgegliedert (Taf. I, Fig. 1 b). Diese liegt dem Zentrum des Perispors zugewandt und kann evtl. eine sofortige Zweiteilung erfahren, wie an Schnittpräparaten verschiedentlich zu erkennen war (Taf. I, Fig. 2 c, d, e, h u. k). Der Kern, oder falls es zwei sind, beide Kerne machen einen sehr degenerierten Eindruck. Sie erscheinen nach der Haematoxylin-Eosin-Färbung als gleichmäßig schwarz gefärbte Körper ohne jegliche Differenzierung. Die Hauptzelle des Microprothalliums (Taf. I, Fig. 1 b, Hz) sprengt nun durch Wachstum das Exospor, welches längs dreier Leisten, entsprechend den Kanten des Kugeltetraeders aufreißt (Taf. I, Fig. 2 a, b u. d.). In dem der Sporangiumwand zugewandten Teile dieser Zelle wird durch die Wand 2 die Ursprungszelle des oberen spermatogenen Komplexes abgegliedert (Taf. I, Fig. 1 c, U_1 u. Fig. 2 d). In der dem Zentrum des Perispors zugewandten Tochterzelle (Taf. I, Fig. 1 c, Pg) trennt die Wand 3 die Ursprungszelle des unteren spermatogenen Komplexes ab (Taf. I, Fig. 1 d, U_2 u. Fig. 2 f). Fig. 2 e (Taf. I) zeigt deutlich, daß durch die Kernteilung in Fig. 2 d aus der Hauptzelle des Microprothalliums zwei Tochterzellen mit gleich großen Kernen hervorgehen. Erst durch die Kernteilung, die der Wand 3 vorausgeht, erfolgt eine Trennung in generativen und somatischen Kern (Taf. I, Fig. 2 f). Auch die bei der weiteren Aufteilung der Ursprungszellen der spermatogenen Komplexe zu konstatierende Tatsache, daß der obere Abschnitt dem unteren in der Zellenteilung immer um einen oder mehrere Schritte voraus ist (Taf. I, Fig. 1 e — 1 h, Belajeff 1898, 158), läßt im Zusammenhang mit den oben geschilderten Verhältnissen der Kernteilung eindeutig erkennen, daß die Wand 2 der Wand 3 vorausgeht. Die Entwicklung des Microprothalliums bis zu diesem Stadium (Taf. I, Fig. 1 d) vollzieht sich somit nach folgendem Schema (vgl. Taf. I, Fig. 1 a — 1 d). (Vgl. Schema S. 10.)

e) Belajeff geht in seiner Arbeit von einem Entwicklungsstadium des Microprothalliums (1898, Taf. VIII, Fig. 1) aus, das meiner Fig. 1 d (Taf. I) entspricht. Da er ebenfalls die einzelnen Zellwände ihrer Entstehung nach fortlaufend numeriert hat,



ist aus seiner Fig. 1 (Taf. VIII) ersichtlich, daß er folgende Prothalliumentwicklung annimmt: Die einzellige Spore wird durch die zur Sporenlängsachse etwas geneigte Wand 1 in zwei Zellen zerlegt. In der oberen Zelle werden durch die Wand 2 die beiden Ursprungszellen der spermatogenen Komplexe gebildet, während die untere Zelle die „Basalzelle" darstellt. Eine Begründung für diese aus Fig. 1 (Taf. VIII) ersichtliche Auffassung der Teilungsfolge findet sich in seiner Arbeit nicht. Nach Belajeff sind also die Ursprungszellen der spermatogenen Komplexe Schwesterzellen. In Wirklichkeit ist die obere Ursprungszelle aber um einen Teilungsschritt älter als die untere. Ferner ist Belajeff entgangen, daß die linsenförmige Zelle (Taf. I, Fig. 1 b, Wand 1) als erste Zelle von der einzelligen Spore (Taf. I, Fig. 1 a) abgegliedert wird. Belajeff beobachtet diese Zelle erst, wenn das „Prothallium 4—5 Zellen enthält" (1898, 158), und nimmt daher an, daß sie erst in diesem Entwicklungsstadium entsteht (vgl. 1898 Taf. VIII, Fig. 4, Wand 7). Wenn diese Zelle auch sehr rückgebildet und auf die weitere Prothalliumentwicklung ohne Einfluß ist, so ist die Zeit ihrer Entstehung doch von Wichtigkeit bei einer vergleichenden Betrachtung der heterosporen Farne inbezug auf ihre Microprothalliumentwicklung.

Auch nach Yasui (1911, 472) wird die Microspore zunächst durch eine Querwand (Taf. XLI, Fig. 38) in zwei fast inhaltsgleiche Zellen zerlegt. In diesem Zweizellstadium des Micropro-

thalliums findet dann in der unteren Zelle die Abgliederung der linsenförmigen Zelle (root-cell) statt (1911, 472 u. Taf. XLI, Fig. 39). Meines Erachtens ist die Kernteilung in Fig. 39 kein Beleg für die Entstehung der „root-cell", sondern diese Kernteilung geht der Bildung meiner Wand 3 (Taf. I, Fig. 1 d) voraus.

f) Die weitere Aufteilung der Ursprungszellen der beiden spermatogenen Komplexe erfolgt in jeder der beiden Zellen nach demselben Teilungsmodus. Hier mag noch einmal daran erinnert werden, daß die obere Zelle der unteren jeweils um einen Teilungsschritt voraus ist. Durch die Wände 4 u. 6 im oberen Komplex und entsprechend durch die Wände 5 u. 7 im unteren Abschnitt, werden von jeder Ursprungszelle noch zwei vegetative Prothalliumzellen abgegliedert (Taf. I, Fig. 1 e — 1 h). Die Art des Wandverlaufes ist von Belajeff richtig erkannt und beschrieben worden (1898, 158 u. Taf. VIII, Fig. 2 — 4). Die Art der Aufteilung und der Verlauf der Wände wird im allgemeinen streng beibehalten, es kommen mitunter aber auch Abweichungen vom Normaltypus vor. So kann es z. B. vorkommen, daß die Wand 4 (bzw. Wand 5) nicht Anschluß an Wand 2 (bzw. Wand 3) findet, sondern in ihrem ganzen Verlaufe nur an das Endospor angrenzt (Taf. I, Fig. 21). Ich behalte die Bezeichnung „Bauchseite" und „Rückenseite", wie sie Belajeff zur Orientierung der Prothallien benutzt, bei. Die Definition dieser Nomenklatur muß jedoch ausgehen von dem größeren Abstand der Wände 2 und 3 auf der einen Seite, der Bauchseite, und dem geringeren Abstand auf der anderen, der Rückenseite. Die Konkavität der Prothalliumoberfläche ist infolge der verschiedenen Wachstumsart der großen, vegetativen Prothalliumzelle nicht konstant nach der Seite gerichtet, nach der die Antheridien sich öffnen (Taf. I, Fig. 1 l u. 1 m). Die Wände 4 u. 6 und entsprechend die Wände 5 u. 7 greifen viel weiter nach dem Rücken zu um die Oberfläche herum, und im Zusammenhang damit grenzen die spermatogenen Komplexe (Taf. I, Fig. 1 l, Wand 4, 2, 6 u. Wand 5, 3, 7) in weit größerem Maße an das Endospor an, als dies von Belajeff angenommen wird (1898, 157 u. Taf. VIII, Fig. 8).

Der spermatogene Komplex wird durch die Wand 8 (bzw. Wand 9) in Richtung der Mediane halbiert und senkrecht hierzu durch die Wände 10 u. 10' (bzw. Wand 11 u. 11') in Viertel zerlegt (Taf. I, Fig. 1 i u. 1 k). Die Fig. 2 k (Taf. I) zeigt die der Halbierung und Fig. 2 l die der Viertelung vorausgehende Kernteilung.

Eine weitere Zellteilung erfährt das Microprothallium nicht. Es besteht in entwickeltem Zustande aus 14 Zellen, wenn wir von der möglichen Zweiteilung der linsenförmigen Zelle absehen, und zwar aus 6 vegetativen und 8 spermatogenen Zellen. Ein Stärkenachweis durch die Jodreaktion ergab das Vorhandensein von Stärkekörnern nur in den generativen Zellen.

Die spermatogenen Komplexe grenzen bei Salvinia, wie auch bei Azolla, nach außen an das Endospor an; sie werden nicht durch vegetative Zellen abgedeckelt, wie dieses bei den anderen heterosporen Farnen der Fall ist. Diese Rückbildung ist möglich, da die Sporen bei der Keimung durch das sie umgebende Perispor geschützt werden. Erst das fertig entwickelte Prothallium durchbricht Perispor und Sporangiumwand. Da sie dann in das Wasser hineinragen, ist auch jetzt ein besonderer Schutz der spermatogenen Komplexe durch Deckelzellen nicht erforderlich.

g) Die Fig. 1 a — 1 c (Taf. II) zeigen ein fertig entwickeltes Microprothallium, und zwar Fig. 1 a in Bauchansicht, Fig. 1 b median aufgeschnitten und Fig. 1 c in Flankenansicht. In Fig. 1 c (Taf. II) ist in dem oberen spermatogenen Komplex ein Viertel desselben und im unteren eine Hälfte ausgeschnitten gedacht. Die linsenförmige, rückgebildete Zelle (Wand 1) liegt unten in der großen, vegetativen Zelle — dem Zentrum des Perispors zugewandt — etwas nach der Rückenseite verschoben. Die große, vegetative Prothalliumzelle weist in diesem Spezialfalle eine Konkavität an der Bauchseite auf. Die Figuren sollen vor allem eine räumliche Anschauung der spermatogenen Komplexe vermitteln. Wir sehen in Fig. 1 a das weite Rückwärtsgreifen der Wände 4 und 6 und entsprechend der Wände 5 u. 7. Die Flächen dieser Wände sind leicht gewölbt und setzen sich daher bogenförmig

auf die Wand 2 (bezw. Wand 3) auf (Taf. II, Fig. 1b u. 1c). Die Halbierungswand des spermatogenen Komplexes (Fig. 1c, Wand 9) spannt sich zwischen Endospor und Wand 3 aus, und die beiden anderen Zellwandkanten verlaufen auf den Wänden 5 und 7. Die Viertelungswände 10 und 10', ferner 11 und 11' verlaufen verschieden, je nachdem die Wand 6 (bezw. Wand 7) sich in starker oder schwacher Krümmung auf die Wand 2 (bezw. Wand 3) aufsetzt. In Fig. 1b spannt sich die Viertelungswand 11' zwischen den Wänden 5, 7, 9 und dem Endospor aus. In diesem unteren Abschnitt greifen die Wände 5 und 7 derartig weit nach der Rückenseite herum, daß die Wand 11' in der Bauchansicht (Fig. 1a) nicht mehr in Erscheinung tritt. Im oberen Abschnitt (Taf. II, Fig. 1b) dagegen setzt sich die Wand 6 in schwacher Krümmung auf die Wand 2 auf. Infolgedessen hat die Wand 10' in der Nähe der Halbierungswand 8 noch Anschluß an die Wand 2. Sie überschneidet aber in ihrem weiteren Verlaufe die Grenzlinie der Wand 2 und der Wand 6, so daß sie sich auf der Prothalliumoberfläche zwischen der Wand 4 und der Wand 6 ausspannt (Taf. II, Fig. 1a, Wand 10'). In Fig. 1c ist für die Viertelung des oberen Segmentes der gleiche Wandverlauf wie im unteren Segment (Fig. 1b) angenommen. Ferner braucht sich die Viertelungswand nicht immer auf die Halbierungswand aufzusetzen, sondern sie kann zwischen den Wänden 4 und 6 oder den Wänden 5 und 7 einen Bogenverlauf haben, so daß sie begrenzt wird von diesen beiden Wänden, dem Endospor und der Wand 2 oder der Wand 3. Die Wände 4 und 6 können zu den Wänden 5 und 7 eine derartige Lagebeziehung haben, daß die spermatogenen Komplexe gegeneinander verdreht erscheinen. Die beiden Halbierungswände 8 und 9 fallen dann nicht in eine Ebene. Derartige Microprothallien wurden des öfteren beobachtet.

h) In jeder der 4 Zellen eines spermatogenen Komplexes gelangt ein polyciliates Spermatozoid zur Entwicklung. Die Spermatogenese ist dargestellt in der Arbeit von Arnoldi (1910, 124 und Fig. 13–21), ferner bei Yasui (1911, 473). Eine Beschreibung des reifen Spermatozoides bringt Yuasa (1933, 701). Fig. 3a und 3b (Taf. I) zeigen ein geschlüpftes Spermatozoid. In

Fig. 3b (Taf. I) sind die Geißeln fortlaufend numeriert. Ihre Zahl beläuft sich also auf 22.

Beobachtet man ein reifes Prothallium, so reißt plötzlich das Endospor zwischen den Wänden 4 und 6 (Taf. I, Fig. 1m) auf, und die vier Spermatozoiden des oberen Komplexes werden ruckartig ins Wasser geschleudert. Sie liegen entweder eine Zeitlang (maximal beobachtet 3 Minuten) bewegungslos vor dem Prothallium, oder die Geißelbewegung setzt sofort nach dem Ausschlüpfen ein. Kurze Zeit nach den vier oberen Spermatozoiden schlüpfen auch die vier des unteren Komplexes aus.

Die Energie für die Geißelbewegung wird durch Veratmung der Stärke in dem mitgeführten Plasmasäckchen geliefert. Im Vitalpräparat kann man deutlich die Abnahme des Stärkegehaltes verfolgen. Nach 2 Stunden ist die Bewegung vollkommen abgeklungen; dann finden sich nur die Leukoplasten als kleine Pünktchen im Plasmasäckchen wieder.

i) Zum Schluß der Schilderung der Microprothalliumentwicklung sei kurz auf die viel behandelte Frage eingegangen, ob die beiden spermatogenen Komplexe als zwei oder ein Antheridium aufzufassen sind. Will man bei einer derartig abgeleiteten Form des Microprothalliums, wie sie Salvinia besitzt, überhaupt die Bezeichnung Antheridium in Anwendung bringen, so muß man zwei Antheridien annehmen, da die beiden Ursprungszellen der spermatogenen Komplexe keine Schwesterzellen sind.

IV. Macroprothalliumentwicklung.

In der Literatur über die Macroprothalliumentwicklung finden sich viele Anläufe zur Klarstellung der ersten Teilungsvorgänge innerhalb der Macrospore. Ich werde jedoch zunächst über die Ergebnisse meiner Untersuchung berichten und danach die bisher veröffentlichten Arbeiten einer vergleichenden Betrachtung unterziehen.

a) In jedem Macrosporangium entstehen aus den 8 Sporenmutterzellen durch Tetradenteilung zunächst 32 Macrosporen. Von diesen 32 gelangt nur eine und zwar in der Regel die im Peri-

plasma zufällig zentral gelegene zur endgültigen Entwicklung (K u n d t 1911, 28). Das gesamte Nährmaterial eines Sporangiums wird also zum Aufbau e i n e r Spore verwandt. Hieraus erklärt sich die Größendifferenz zwischen Macrospore und Microspore, die folgender Tabelle zu entnehmen ist. Die angegebenen Zahlen stellen Mittelwerte aus einer Reihe von Messungen dar, die an fixierten und mit Nelkenöl durchsichtig gemachten Sporen und an Schnittpräparaten von solchen durchgeführt wurden.

Sporenart:	einzelne Spore:	Sporen mit Perispor:	Größenverhältnisse:
Micro-Spore	Kugel, Durchm. 18 µ	Kugel, Durchm. 185 µ	Microspore : Macrospore, Durchm. : 1 : 20 „ : „ , Volum. : 1 : 8000
Macro-Spore	Kugel, Durchm. 360 µ	Ellipsoid, Durchm. 460 µ Längsach. 540 µ	Microsporen mit Perispor : Macrospore mit Perispor Volum. : 1 : 17

b) Jede Macrospore bildet zwei primäre Sporenhäute aus, ein dickwandiges, braunes Exospor und ein dünnwandiges Endospor. Als dritte sekundäre Sporenhaut wird das Perispor aufgelagert, eine schaumige Masse, deren Waben im Inneren weitlumiger sind als an der Außen- und Innenseite (Taf. III, Fig. 1a, 1b, 2a. Psp.).

Am Keimpol der Macrospore erfährt das Perispor eine für S a l v i n i a spezifische Ausgestaltung, sodaß die Salvinia-Sporen daran sofort als solche zu erkennen sind. K u n d t (1911, 39) gibt eine Schilderung dieser Gestaltung, die dem wahren Sachverhalt sehr nahe kommt. An Hand der Fig. 2 (Taf. II), die eine Aufsicht auf den Keimpol der Macrospore darstellt, sei die räumliche Gestaltung des Perispors hier nochmals wiedergegeben. Das Perispor bildet drei lappenartige Vorsprünge L_1, L_2, L_3 aus, die nach innen konvergieren (Taf. III, Fig. 1a, L_2, L_3). In den dadurch gebildeten dreieckigen Hohlraum ragen drei schmale Lamellen

l_1, l_2, l_3 des Perispors hinein. Diese Lamellen laufen parallel den äußeren Vorsprüngen und schmiegen sich in Triangelform (Taf. II, Fig. 2, T.) mit ihren Innenflächen fest aneinander. Dadurch entsteht im Inneren des Hohlraumes eine dreirippige Säule, deren drei Rippen mit den äußeren Vorsprüngen alternieren.

Längs den drei inneren Berührungsflächen (Taf. II, Fig. 2, T.) der Lamellen l_1, l_2, l_3 reißt das Perispor im Verlauf der Keimung auseinander. Das durchbrechende Prothallium hat eine stumpf-dreieckige Form und wird an seinen drei Seiten flankiert von den drei äußeren Vorsprüngen L_1, L_2, L_3 des Perispors, denen die drei inneren Lamellen l_1, l_2, l_3 „nach Art einer Ligula" (P r a n t l, 1879, 426) ansitzen (Taf. II, Fig. 3).

c) Die einzelne Macrospore hat keine stabile Schwimmlage, wie L a s s e r vermutet (1924, 177). Die Macrosporen eines Sorus werden meistens durch Pilzhyphen und durch Algenfäden zusammengehalten, sodaß die Lagen der einzelnen Sporen sehr verschieden sind. Die Keimfähigkeit dieser Sporenhaufen ist in keiner Weise beeinträchtigt. Die Lage der isolierten Spore ist insofern bestimmt, als sie mit der Längsachse parallel zur Wasseroberfläche schwimmt. Die Orientierung der drei Perisporlappen und des hervorbrechenden Prothalliums gegen die Vertikale ist dagegen verschieden. Die Vertikallage des Prothalliums wird erst im Laufe der Embryonalentwicklung nach Ausbildung der Flügel des Prothalliums erreicht. Ich werde daher für meine Darstellung der Prothalliumentwicklung eine senkrechte Lage der Sporenlängsachse zu Grunde legen. Die dem Perisporlappen L_1 zugewandte Fläche des Prothalliums sei die Vorderfläche, die den Lappen L_2 und L_3 zugewandten Flächen seien die rechte und linke Flanke des Prothalliums. Ferner unterscheide ich Oberfläche und Ansatzfläche, mit der das Prothallium an den Sporenraum angrenzt. Die drei brauchbaren Schnittführungen sind bei dieser Orientierung des Prothalliums folgende: Parallel zur Vorderfläche der Frontalschnitt (= Horizontalschnitt, Lasser 1924, 181. Fig. 11), senkrecht dazu der Sagittalschnitt (= Vertikallängsschnitt, Lasser 1924, 179. Fig. 4), deren mittelster als Medianschnitt benannt

werde. Die Schnittführung senkrecht zur Sporenlängsachse sei ein Flächenschnitt (= Vertikalquerschnitt, Lasser 1924, 179. Fig. 3).

d) Die Keimzeit fällt unter natürlichen Bedingungen in Marburg in die Monate März bis April. Im Experiment kann die Winterruhe durch geeignete Kulturbedingungen beliebig verkürzt werden. Ein Hauptfaktor dabei ist die Wärme, während das Licht weniger von Einfluß ist. Man kann daher die Kulturen im Treibhaus den Winter über ohne Schaden im Schatten anderer Pflanzen halten. Es gelingt sogar, die Sporen sofort nach der Reife im Gewächshaus zur Keimung zu veranlassen. Allerdings ist es mir nicht geglückt, die Keimpflanzen dieser Prothallien bis zu fertig entwickelten Salviniapflanzen in der Kultur zu halten. Nach Anlage der ersten beiden Schwimmblätter starben die jungen Pflanzen ab.

e) Der Kern ist in der einzelligen Macrospore am Keimpol gelegen und von einer feinkörnigen Plasmamasse umgeben (Taf. III, Fig. 1a und 2a). An Handschnitten durch die Macrospore erfolgte die Analyse des übrigen Zellinhaltes. Die ungekeimte Macrospore wurde mit Alkohol vorbehandelt oder auch direkt in einen Gummi-arabicum-Tropfen eingebettet. War dieses Medium erstarrt, so wurden mit einem Rasiermesser die Handschnitte ausgeführt. Den Hauptbestandteil des Zellinhaltes bilden Oeltröpfchen, die sich mit Sudan-Glyzerin intensiv rot färben (Molisch 1923, 119). Der Nachweis zahlreicher Stärkekörner gelingt einwandfrei durch die Jodreaktion (Molisch 1923, 386). Die von Arnoldi (1910, S. 127 und Fig. 23) als Proteïnmassen gedeuteten Körper beobachtete auch ich in meinen Präparaten. Es sind Partikel von wabiger Struktur, die an Größe die Kerne übertreffen können. Es gelang mir nicht, mit den für den Nachweis von Eiweiß von Molisch (1923, S. 314, 1—5) angegebenen Reagentien eine positive Reaktion zu erhalten.

f) Als erste Teilungswand sah ich in Uebereinstimmung mit Prantl (1879, 427) und Lasser (1924, 178) die Wand a auftreten (Taf. III, Fig. 1b), welche den gesamten Sporenraum aufteilt in eine Prothalliummutterzelle von der Form einer Bikon-

vexlinse und in eine Sporenzelle, in welcher die Reservestoffe für die weitere Prothallienentwicklung gelagert sind. Diese Sporenzelle erfährt keine weiteren Zellteilungen; auch finden in ihr keine freien Kernteilungen statt, wie dies von Yasui (1911, 477) behauptet und auch von Goebel (1930, 1110) angegeben wird. Die Prothalliummutterzelle wird durch die Wand b (Taf. III, Fig. 1b und 2b) aufgeteilt in zwei Tochterzellen ungleicher Größe und von verschiedener Bedeutung für die weitere Prothalliumentwicklung. Die kleinere der beiden Zellen stellt die Ursprungszelle dar für ein rein vegetatives, großzelliges Prothalliumgewebe. Aus der größeren der beiden Tochterzellen geht der archegontragende Teil des Prothalliums mit der Scheitelkante an der Vorderfläche hervor. Die Wand b steht senkrecht auf der Wand a (Taf. III, Fig. 1b) und hat einen bogenförmigen Verlauf auf ihr (Taf. III, Fig. 2b—2f). Inbezug auf die triangelförmigen Aufrißlinien des Perispors verläuft sie senkrecht zur Grenzfläche der Lamellen l_2 und l_3 (Taf. III, Fig. 2b). Auch diese Wand ist von Prantl (1879) und Lasser (1924) in ihrem Verlauf richtig erkannt, jedoch von Lasser in ihrer Bedeutung für die weitere Prothalliumentwicklung falsch aufgefaßt worden.

Die Wände a und b treten in strenger Regelmäßigkeit in jeder keimenden Macrospore nacheinander auf. Die weiteren Zellteilungen erfolgen nicht mehr nach einem einheitlichen Schema, sondern es bestehen zahlreiche Möglichkeiten der Aufeinanderfolge und des Verlaufes der Zellwände. Durch diesen Umstand wird die Erforschung des Prothalliumaufbaues durch die Vergleichung von Schnittserien mehrerer Prothallien sehr erschwert. Die Schwierigkeit wird verstärkt durch die Tatsache, daß wichtige Aufteilungswände im vorderen Teil des Prothalliums mehr oder weniger gebogen verlaufen.

Ich werde daher den Bau eines speziellen Prothalliums schildern, den ich durch Totalpräparation und Aufnahme des Oberflächennetzes festgestellt habe. Nach der Besprechung dieses Spezialfalles werde ich auf eine Anzahl möglicher Variationen des Zellwandverlaufes eingehen. Die Fig. 1—6 (Taf. IV) geben in verschiedenen Ansichten Form und Bau für einen Spezialfall wie-

der. Die Fig. 1d, 3a, 3c und 4a (Taf. III) stellen optische Schnittbilder desselben Prothalliums dar. Aus dem Verlaufe im fertig entwickelten Prothallium läßt sich in eindeutiger Weise die Aufeinanderfolge der Hauptteilungswände ableiten.

Die durch die Wand b gebildete kleine Ursprungszelle des rein vegetativen Prothalliumgewebes (Taf. III, Fig. 2b) wird durch die median verlaufende Wand h (Taf. III, Fig. 3a und 3c. Taf. IV, Fig. 1, 3, 4 und 6) halbiert. Diese beiden Hälften werden durch die Wände x und x' (Taf. IV, Fig. 1, 2, 3, 4 und 6) parallel zur Ansatzfläche in zwei Etagen zerlegt. Die frontal in diesen Etagen verlaufenden Wände y, z und y', z' (Taf. IV, Fig. 1, 3 und 6) zerlegen den hinteren Teil des Prothalliums, den Höcker, in Oktanten. Durch weitere Wandbildung parallel den Hauptwänden h, x, y und z entsteht das für diesen Prothalliumteil charakteristische großzellige Gewebe. Im Vergleich zu dem tiefgrünen, vorderen Teil des Prothalliums ist der Höcker mit wenigen und blassen Chromatophoren ausgestattet und daher fast glashell.

In der weit größeren Ursprungszelle für den archegontragenden Teil des Prothalliums erfolgt ebenfalls eine Halbierung durch die sagittalverlaufende Wand H (Taf. IV, Fig. 2, 3, 4, 5 und 6). Diese Wand verläuft unsymmetrisch; sie ist nach der linken Flanke parallel der Medianebene verschoben. Die nächstfolgenden Wände E und E' setzen an der Vorderfläche an, verlaufen zunächst parallel der Ansatzfläche des Prothalliums (Wand a), krümmen sich aber gegen die Wand b hin auf und gewinnen Anschluß an die Oberfläche. Die schematische Darstellung der Fig. 7 (Taf. IV) zeigt den Bogenverlauf der Wand E; die dadurch abgegliederte obere Zelle der rechten Flanke ist in der Abbildung ausgeschnitten. Die Wand E findet ihre Begrenzung in der sagittalen Wand H und der Oberfläche, der Vorderfläche und der rechten Flanke des Prothalliums. Durch diese Wände E und E' wird der vordere Teil des Prothalliums in zwei Etagen zerlegt.

Die Zellen der unteren Etage erfahren eine Aufteilung durch gebogene Wände, die von der Vorderfläche senkrecht auf der Wand a nach der linken bezw. rechten Flanke verlaufen (Taf. III,

Fig. 3c). In den nach innen liegenden Zellen erfolgt die weitere Aufteilung durch Horizontal-, Quer- und Längswände. Die flankenständigen Zellen werden dagegen zu zweischneidigen Scheitelzellen. In die Fig. 7 (Taf. IV) sind diese Wände mit aufgenommen. Die weitere Aufteilung der unteren Etage ist aus der Oberflächendarstellung (Taf. IV, Fig. 1—6) und dem optischen Flächenschnitt (Taf. III, Fig. 3c) durch dieselbe Etage zu ersehen. Ihre zeitliche Aufeinanderfolge ist nicht mit Sicherheit zu rekonstruieren.

Oberhalb der gebogenen Etagenwände E. und E' erfahren die Zellen eine verschiedene Aufteilung. Die durch den unsymmetrischen Verlauf der Wand H größere Zelle der rechten Flanke wird durch eine Wand e parallel zur Etagenwand E wieder in zwei Etagen zerlegt (Taf. IV, Fig. 1, 2 und 4). Die Wand e setzt sich ebenfalls bogenförmig auf die Wand H auf (Taf. III, Fig. 1d). Es wird also durch die Wände H, E und e eine Zelle sehr eigenartiger Gestalt gebildet, die am besten der Fig. 2 (Taf. IV) zu entnehmen ist. Die der Wand e entsprechende Wand e' in der oberen Zelle der linken Flanke nimmt einen anderen Verlauf. Sie trifft senkrecht auf die Wand E' auf und bildet durch eine nach außen konkave Wandfläche eine Zelle von der Form einer zweischneidigen Scheitelzelle (Taf. IV, Fig. 3, 4, 5 und 6). Am deutlichsten tritt der Verlauf der Wand e' in Fig. 4 (Taf. IV) in Erscheinung. Wir sehen, wie sie, ausgehend von der Wand E' auf der linken Flanke, über die Kante auf die Vorderfläche läuft, wo sie wieder Anschluß an die Wand E' findet.

In diesen flankenständigen Zellen, die begrenzt werden von den gebogenen Wänden E und E' und den zu ihnen entweder parallelen oder senkrechten Wänden e und e', findet die Anlage der drei Archegonien statt. Das mittlere Archegon wird zuerst angelegt und ist in seiner Entwicklung den beiden seitlichen weit voraus. Es ist bereits vollständig entwickelt, wenn das Prothallium noch diskusförmig der Sporenzelle aufsitzt (Taf. III, Fig. 1c), und das Perispor am Keimpol noch geschlossen ist. Seine Anlage erfolgt regelmäßig auf derjenigen Seite der Wand H, auf welcher infolge ihres unsymmetrischen Verlaufes die größere flankenstän-

dige Zelle liegt. Die Mutterzelle des ersten Archegons wird durch die Wand A gebildet, deren Verlauf wir den optischen Schnitten (Taf. III, Tig. 1d, 3a und 4a) entnehmen. Im Flächenschnitt (Fig. 3a) verläuft die Wand A von der Wand E ausgehend, zunächst parallel der Wand H, biegt jedoch nach der Vorderfläche zu in einem Bogen auf die Wand H hin ab. Der Frontalschnitt (Taf. III, Fig. 4a) zeigt, daß die Wand A in der Frontalebene durch den Archegonhals von der Wand E bis zur Oberfläche durchläuft. Der Medianschnitt (Taf. III, Fig. 1d) läßt deutlich die Lage des Archegons (Ar. 1) zwischen den Wänden E und e erkennen. Die Eizelle stößt weit nach der Vorderfläche vor und findet nach dort hin ihre Begrenzung durch die Wand A. Aus diesen drei Schnitten ergibt sich der räumliche Verlauf der Wand A. Sie steht mit der ihr charakteristischen, bogenförmigen Grenzlinie auf der Wand E senkrecht. Nach der Oberfläche zu findet sie zunächst ihre Begrenzung durch die Wand e. In Richtung der Wand b spannt sie sich zwischen den nach oben aufgekrümmten Wänden E und e aus und gewinnt somit Anschluß an die Oberseite des Prothalliums. Dadurch resultiert eine Gestalt der Archegonmutterzelle, die man fast einem „Stiefel mit kurzem Schafte" vergleichen möchte (Taf. V, Fig. 3a). In dem „Schaft" erfolgt die Bildung des Archegonhalses, der Halskanal- und Bauchkanalzellen, während der „Fuß" die Eizelle darstellt.

Zwischen den Wänden E und e auf der rechten Flanke spannt sich nun eine Wand d aus (Taf. III, Fig. 3a), die in ihrem Verlaufe ein Analogon der Wand e' der linken Flanke darstellt. Sie kommt allerdings nur auf der Vorderfläche und der rechten Flanke zwischen den Wänden E und e mit der Gesamtoberfläche des Prothalliums in Berührung (Taf. IV, Fig. 1 und 5). Die weitere Teilung dieser Eckzellen, von denen die linke begrenzt wird durch die Wände E' und e' und die rechte durch die Wände E, e und d, erfolgt nach dem Modus einer einschneidigen oder zweischneidigen Scheitelzelle (Taf. III, Fig. 3a). Die erste Wand dieser Teilungsweise liefert in jeder der beiden Flankenzellen die Mutterzelle für das seitliche Archegon (Taf. III, Fig. 3a). Die Eizelle der seitlichen Archegonien erstreckt sich ebenfalls wie die Ei-

zelle des mittleren Archegons nach der Vorderfläche des Prothalliums hin (Taf. III, Fig. 3a).

Die Weiterbildung des Prothalliumgewebes erfolgt in der Zelle oberhalb der Wand e (Taf. III, Fig. 2 und 5) und in der Zelle zwischen den Wänden H und e' (Taf. III, Fig. 4 und 5) durch Wände, die zur Vorderfläche antiklin, zur Median- und Frontalebene parallel verlaufen. Durch diese in jedem Abschnitt der Vorderkante einzeln beschriebenen Zellteilungsvorgänge resultiert als Ganzes eine Scheitelkante längs der Prothalliumvorderfläche. Wird eins der ersten drei Archegonien befruchtet, so beginnt bei Eintritt der Embryonalentwicklung die Flügelbildung des Prothalliums. Ursprungszellen für die Flügelbildung sind die Zellen der Scheitelkante unterhalb der Wände E und E', die sich durch großen Plasmagehalt auszeichnen. Unterbleibt die Befruchtung der ersten drei Archegonien, so wächst das Prothallium längs der Scheitelkante zu einem unregelmäßigen Gewebe aus. Es erfolgt dann die Bildung weiterer Archegonien (vgl. B a u k e 1879, 209 und A r n o l d i 1910, 135).

Die Hauptteilungswände innerhalb des Prothalliums werden bereits angelegt, wenn das Prothallium noch scheibenförmig der Sporenzelle innerhalb der geschlossenen Sporenhäute aufsitzt (Taf. III, Fig. 1c). Durch einen eigenartigen Wachstumsprozeß geht das Prothallium in seine dreieckige Gestalt über. Das Exospor reißt in einem Triangel parallel den drei inneren Lamellen l_1, l_2, l_3 des Perispors auf. Das erste Archegon ist mit seinen Halszellen unter dem Schnittpunkte der drei Aufrißlinien gelegen (Taf. III, Fig. 2b). Das Prothallium zwängt sich mit seinem Gewebe durch die Aufrißlinien des Exospors in die Aufrißspalten des Perispors hinein. Es hat dadurch eine Gestalt, die eine Uebergangsform zwischen dem diskoiden Prothalliumgewebe (Taf. III, Fig. 1c) und dem dreieckigen Prothalliumkörper (Taf. IV, Fig. 1—6) darstellt. Das erste Archegon und die angrenzenden Zellen ragen in den Raum hinein, welcher sich durch das Auseinanderweichen der drei inneren Lamellen l_1, l_2, l_3 (Taf. II, Fig. 2) bildet. Diese Prothalliumzellen sind durch den Druck des Perispors zum Teil stark deformiert, sodaß ich anfangs geneigt war, dieses Stadium

für ein durch die Fixierung entstandenes Kunstprodukt zu halten. Durch den Turgor der Prothalliumzellen wird diese Deformation aufgehoben, und das Prothallium nimmt seine endgültige Gestalt an. Bei diesem Prozeß der Durchbrechung des Perispors geht die anfangs konvexe Wand a in eine konkave über (Taf. III, Fig. 1c und 1d).

g) Nach Darstellung eines Spezialfalles der Macroprothalliumentwicklung gehe ich auf einige mögliche Variationen des Verlaufes und der Aufeinanderfolge der Zellwände ein. Da das Macroprothallium ein vielzelliges Gewebe darstellt, ist die Zahl der Möglichkeiten der Variationen sehr groß, wie es sich denn auch bei der Herstellung und der Bearbeitung zahlreicher Totalpräparate entwickelter Prothallien ergab. Es kann daher im folgenden nur meine Aufgabe sein, einige von mir beobachtete Varianten der Einschaltung der Hauptteilungswände zu schildern, da eine Wiedergabe sämtlicher Möglichkeiten der Zellteilungen ins Uferlose führen würde. Die Fig. 7—8 (Taf. IV) und die Fig. 1a—4b (Taf. V) zeigen einige Haupttypen der Zellaufteilung.

Konstant in ihrem Verlauf sind bei jedem Prothallium nur die Wand a und die Wand b (Taf. III, Fig. 1b und 2b), die zur Bildung der Prothalliummutterzelle und deren Aufteilung in zwei Tochterzellen ungleicher Größe führen. Die beiden Tochterzellen haben immer dieselbe Bedeutung für den weiteren Aufbau des Prothalliums. Aus der kleinen Tochterzelle geht stets das chlorophyllarme, großzellige Gewebe des Höckers hervor, während der archegontragende, chlorophyllreiche Teil seinen Ursprung stets aus der größeren Tochterzelle nimmt.

Trotz aller Modalitäten lassen sich doch gewisse Gesetzmäßigkeiten erkennen. Im vorderen Teil des Prothalliums kann als erste Wand die Wand H gebildet werden (Taf. III, Fig. 2c). Sie verläuft entweder links (Taf. III, Fig. 3a, Taf. IV, Fig. 1—8, Taf. V, Fig. 1a, 2a, 3b und 4b) oder rechts der eigentlichen Medianebene (Taf. III, Fig. 3b, Taf. V, Fig. 1b, 2b, 4a). Die Anlage des ersten Archegons erfolgt stets in der größeren der beiden Zellen, die durch die Wand H gebildet werden. Die gebogene Etagen-

wand E erreicht je nach dem Grad ihrer Aufkrümmung die Oberfläche des Prothalliums (Taf. III, Fig. 1d, 2e, 2f, Taf. IV, Fig. 1—7, Taf. V, Fig. 2a, 3a, 4a), oder sie gewinnt Anschluß an die Wand b (Taf. III, Fig. 1c, 1e, 2d, Taf. IV, Fig. 8, Taf. V, Fig. 1a, 1b, 2b, 3b). Der Grad der Aufkrümmung kann schwanken zwischen der Horizontalen und dem in verschiedenen Spezialfällen wiedergegebenen Verlauf. Es besteht ferner die Möglichkeit, daß in einer Flankenzelle der Anschluß an die Oberseite, in der anderen der Anschluß an die Wand b stattfindet (Taf. V, Fig. 4b). Der vordere Teil des Prothalliums kann auch zunächst eine Zerlegung durch die Wand E in zwei Etagen erfahren. Als nächstfolgende Wand tritt dann in jeder Etage eine der Wand H entsprechende auf (Taf. III, Fig. 2e, 2f, Taf. V, Fig. 3a). Die Wände e und e' in der oberen Etage verlaufen entweder parallel zu der Wand E oder senkrecht zu derselben. Bei den zahlreich durchgeführten Untersuchungen ergab sich nun folgende Tatsache: In derjenigen Zelle, in welcher die Anlage des ersten Archegons erfolgt, verläuft die Wand e stets parallel zur Wand E. Dadurch ist stets die gleiche Anlage der Archegonmutterzelle bedingt. In der anderen Flankenzelle kann entweder ein paralleler (Taf. IV, Fig. 8, Taf. V, Fig. 2a, 3a) oder senkrechter Verlauf (Taf. IV, Fig. 1—7, Taf. V, Fig. 1b, 3b, 4a, 4b) erfolgen.

Die Aufteilung des rein vegetativen Höckers erfolgt in den drei Dimensionen des Raumes. Die drei Grundebenen werden gebildet durch die Wand a, die Wand b und durch die Medianebene des Prothalliums. Parallel diesen drei Ebenen erfolgt die Einschiebung neuer Zellwände. Jede neu auftretende Wand hat zwei Möglichkeiten des Verlaufes. Sie steht in einem Falle senkrecht auf den zwei ihr vorausgehenden Wänden, oder im anderen Falle verläuft sie senkrecht zu der einen und parallel zu der anderen.

So steht z. B. die erste Teilungswand 1 in Fig. 1a und 1b (Taf. V) senkrecht zur Wand b und parallel zur Wand a. In Fig. 2a und 2b (Taf. V) dagegen steht sie sowohl senkrecht auf Wand a als auch auf Wand b.

Ein weiteres Beispiel sei die Wand 2. Ihr voraus gehen die Wände 1 und b. In Fig. 1a (Taf. V) steht die Wand 2 senkrecht

zur Wand b und Wand 1; in Fig. 1b dagegen steht sie senkrecht auf Wand b und parallel zur Wand 1. In Fig. 2a verläuft sie senkrecht zur Wand 1 und parallel zur Wand b, in Fig. 2b senkrecht zur Wand b und parallel zur Wand 1.

Nach diesem Schema lassen sich alle weiteren Wände in diesem Teil des Prothalliums analysieren.

Aus der Kombination aller dieser Möglichkeiten des Verlaufes der Zellwände und ihrer zeitlichen Aufeinanderfolge ergibt sich die große Mannigfaltigkeit der Entwicklung der Prothallien von Salvinia natans. Es muß einen hierbei Wunder nehmen, daß trotzdem die ersten drei Archegonien ständig in derselben Schnittebene parallel der Vorderfläche liegen.

h) Bei Lasser (1924. 186ff.) findet sich eine eingehende Rezension sämtlicher Arbeiten über die Macroprothalliumentwicklung von Salvinia natans. Ich werde nur Stellung zu denjenigen nehmen, aus denen sich etwas über die ersten Teilungsvorgänge in den Prothallien entnehmen läßt.

Juranyi (1873, 18) nimmt eine Bildung isolierter Zellen im Sporenraum an, die aneinander rücken und dadurch das Gewebe des jungen Prothalliums liefern sollen.

Bauke (1879, 209) bringt über die eigentliche Entwicklung keine Belege. Seine Fig. 7 (Taf. VIII) stellt aber eine sehr gute Wiedergabe des Prothalliums in der Aufsicht dar. Allerdings sind in die Abbildung genetische Linien nicht eingetragen. Seine Behauptung, daß ein flankenständiges Archegon als erstes angelegt werden kann, trifft nicht zu. In dem von ihm angeführten Falle ist das rechte Archegon befruchtet, und dadurch erscheint die Eizelle dunkler.

Prantl (1879, 427—429) bringt als erster Angaben über den Verlauf der ersten Teilungswände, die dem tatsächlichen Sachverhalt entsprechen. Er verwirft die Angaben Juranyi's und erkennt einwandfrei die Bildung einer „meniskenförmigen" Prothalliummutterzelle durch eine Zellwand (Wand a). Für die Erkenntnis der weiteren Zellteilung dienten ihm freipräparierte Prothallien als Unterlage. Das Auftreten der Wand b folgert er

aus dem Bau des Prothalliums. Er erkennt die Aufteilung der Prothalliummutterzelle in ein „steriles Drittel", aus dem sich ein „großzelliger Höcker" entwickelt, und in den archegontragenden Teil des Prothalliums. Seine Angabe über den Zellwandverlauf im vorderen Teil entspricht dem Spezialfalle, daß zunächst die Wand E auftritt. Auch die zwei Möglichkeiten des Verlaufes dieser Wand, entweder Anschluß an die Oberseite des Prothalliums oder an die „Vertikalwand" (= Wand b) sind von Prantl beschrieben worden. Die Bildung der Mutterzelle des ersten Archegons durch zwei seitliche Vertikalwände (= Wand H und Wand A), die nach vorn konvergieren, ist zwar etwas ungenau, aber dem wirklichen Verlaufe sehr nahekommend geschildert. Ebenso ist der Verlauf der Wände an der „Scheitelkante" richtig erkannt. Nur dem Fehlen jeglicher Abbildungen ist es zuzuschreiben, daß spätere Autoren diese Arbeit Prantl's nicht in dem verdienten Maße würdigten. Allerdings hat Prantl den nunmehr als Spezialfall erkannten Teilungsmodus zur Norm erhoben.

Die jüngeren Autoren Arnoldi (1910) und Lasser (1924) versuchen, allein aus Mikrotomschnitten den Entwicklungsverlauf herzuleiten.

Arnoldi (1910, 128) konstatiert zunächst eine freie Kernteilung am Keimpol. Infolge tangentialer Schnittführung ist ihm sicherlich die Wand a im Präparat entgangen. Die aus der freien Kernteilung gefolgerte Aehnlichkeit der Prothalliumentwicklung von Salvinia mit der von Selaginella und Isoëtes trifft also nicht zu.

Auf Anregung Claussen's unternahm Lasser (1924, 173) im botanischen Institut zu Erlangen abermals eine Untersuchung der Prothalliumentwicklung, die aber während Claussen's Amtszeit in Erlangen nicht zu Ende geführt werden konnte. Lasser ist es nicht gelungen, die Prothalliumentwicklung klarzustellen, trotzdem er eine große Anzahl von Schnittserien herstellte und sorgfältig bearbeitete. Die Arbeit ist ein Beweis dafür, daß es unmöglich ist, aus Schnitten allein richtige Folgerungen zu ziehen. Die Anlage der Prothalliummutterzelle durch die Wand

a und ihre Zerlegung durch die Wand b in zwei Tochterzellen ungleicher Größe ist richtig erkannt worden (1924, 179, Fig. 5). Die Bedeutung dieser beiden Tochterzellen für die Entwicklung des Prothalliums erfährt aber eine vollkommene Mißdeutung.

Nach Lasser ist die kleinere Tochterzelle der Unterseite (= Vorderfläche) des entwickelten Prothalliums zugewandt, während die Anlage des ersten Archegons und des Höckers in der größeren Zelle erfolgt (1924, 180, Fig. 6. u. 7.). Die Bildung der Scheitelkante und des Gewebes der Unterseite (= Vorderfläche) bis in die Höhe der drei Archegonien erfolgt nach ihm aus der kleineren Tochterzelle durch eine zweischneidige Scheitelzelle, die nach Abgliederung mehrerer Segmente eine Aufteilung in eine Scheitelkante erfährt. Die große Zelle wird durch eine uhrglasförmige Scheitelzelle in einige Segmente parallel der Wand a zerlegt. Diese Scheitelzelle stellt ihr Wachstum bald ein, und es erfolgt die Bildung des ersten Archegons und des Höckers. Die Eizelle des Archegons wächst auf „schizogenem und wohl auch lysigenem Wege" in das Gewebe des Höckers vor. Dadurch wird das großzellige Gewebe des Höckers nach oben vorgewölbt. Die Eizelle erstreckt sich also nicht nach vorn, sondern sie soll sich nach hinten in das Gewebe des Höckers einschieben.

Aus dieser knappen Wiedergabe der Auffassung Lasser's ist ersichtlich, daß er für die Scheitelkante eine Lage annimmt, die gegen ihre wirkliche Lage um 180° gedreht ist. Die Wand b verläuft nach den Angaben Lasser's zwischen der Scheitelkante und den ersten drei Archegonien. Der „Vertikallängsschnitt" in Fig. 6 (S. 186) stellt nach meiner Terminologie einen Sagittalschnitt dar. Das Prothallium befindet sich in einem Entwicklungsstadium, das meiner Fig. 1c (Taf. III) entspricht. Auf Grund meiner Ergebnisse erfährt die Fig. 6 (1924, 186) folgende Deutung: Die Etagenwand E findet Anschluß an die Wand b. Die nächstfolgende Wand e verläuft der Wand E parallel (vgl. Taf. V, Fig. 1a). Der im Sagittalschnitt gebogene Verlauf dieser Wände veranlaßte Lasser zu der Annahme einer uhrglasförmigen Scheitelzelle „etwa wie bei Dictyota dichotoma" (1924, 181). Die Aufteilung der kleineren Tochterzelle entspricht dem Spezial-

falle der Fig. 4 b (Taf. V). Es sind zunächst zwei Hauptwände parallel der Wand a eingeschaltet, und dann ist die Aufteilung in Richtung der Wand b und der Medianebene erfolgt. Die Aehnlichkeit dieser Aufteilung im Sagittalschnitt mit der nach dem Muster einer zweischneidigen Scheitelzelle ist nicht zu leugnen. Diese Aehnlichkeit und das Vorhandensein der Scheitelkante am fertig entwickelten Prothallium ließen bei Lasser die Meinung aufkommen, daß die kleinere Tochterzelle der Prothalliummutterzelle die Ursprungszelle der Scheitelkante sei. Das Fehlen von Uebergangsfiguren begünstigte das Zustandekommen dieser irrigen Auffassung über die Prothalliumentwicklung. Lasser sagt selbst nach Aufstellung seiner Theorie (1924, 182): „Ein Nachweis an Hand weiterer Figuren ist mir nicht möglich, da geeignete Schnitte trotz reichlicher Bemühung nicht anfielen."

V. Archegonentwicklung.

a) In jedem Prothallium erfolgt die Anlage von mindestens drei Archegonien. Das mittlere entsteht zuerst. Die Mutterzelle desselben wird stets an der Innenseite der größeren Flankenzelle angelegt und erhält dadurch ihre mediane Lage. Der Verlauf der Wand A bringt es mit sich, daß sich die Eizelle von vornherein nach der Vorderfläche des Prothalliums hin erstreckt. Die Gestalt der Eizelle ist also schon durch ihre Anlage im wesentlichen bestimmt. Die Anlage der seitlichen Archegonien erfolgt entweder ebenfalls in dem durch die parallelen Wände E und e gebildeten Stockwerk, oder bei senkrechtem Verlauf der Wand e in der nach außen gelegenen Zelle (Taf. V, Fig. 1 b).

b) Die bei der Archegonentwicklung ablaufenden Teilungsvorgänge hat bereits Pringsheim (1863, 518 ff.) richtig erkannt und dargestellt. Arnoldi (1910) und Yasui (1911) bestätigen diese Angaben und ergänzen sie durch Figuren (Arnoldi 1910, 131, Fig. 35 a—c; Yasui 1911, Taf. XLII und Taf. XLIII, Fig. 88—98, Entwicklungsreihe). Die Arbeiten bringen aber in bezug auf die Archegonentwicklung nach den Angaben Pringsheim's nichts Neues. Auch meine Untersuchungen über die Archegonentwicklung

bestätigen die Angaben P r i n g s h e i m's. Das Vorhandensein von zwei Kernen in der Halskanalzelle (Arnoldi 1910, 131, Fig. 35 e; Yasui 1911, Taf. XLIII, Fig. 95 u. 96; Lasser 1924, 189) wurde auch von mir beobachtet, jedoch nicht in allen Fällen.

c) Die Fortentwicklung der Prothallien und die Anlage weiterer Archegonien bei Nichtbefruchtung eines der ersten drei ist durch B a u k e (1879) und A r n o l d i (1910) näher untersucht worden. Die Prüfung ihrer Angaben lag außerhalb des Bereiches meiner Aufgabe. Ich möchte an Hand der Fig. 4 b (Taf. III) nur darauf hinweisen, daß die später gebildeten Archegonien auch in der Etage unterhalb der Wand E auftreten.

VI. Zusammenfassung der Ergebnisse.

a) Microprothalliumentwicklung.

1. Als erste Zelle wird die kleine, linsenförmige Zelle angelegt.

2. Die Ursprungszellen der beiden spermatogenen Komplexe sind keine Schwesterzellen. Die obere Ursprungszelle ist um einen Teilungsschritt älter als die untere.

3. Die Aufteilung der spermatogenen Komplexe ist bis auf einige kleinere Einzelheiten von Belajeff richtig erkannt worden.

b) Macroprothalliumentwicklung.

1. Die Macrospore wird durch die Wand a in eine Prothalliummutterzelle und eine reservestoffhaltige Sporenzelle zerlegt.

2. In der Sporenzelle tritt keine weitere Zellteilung ein; auch freie Kernteilungen finden nicht statt.

3. Die Prothalliummutterzelle zerfällt durch die Wand b in zwei Zellen ungleicher Größe.

4. Aus der kleinen Tochterzelle bildet sich der großzellige Höcker, in dem niemals Archegonien angelegt werden.

5. Die große Tochterzelle liefert den archegontragenden Teil des Prothalliums mit der Scheitelkante.

6. Bei der Prothalliumentwicklung kehren nur die Wände a und b konstant wieder. In der Aufeinanderfolge und im Verlaufe der weiteren Teilungswände herrscht eine große Mannigfaltigkeit.

7. Von den stets vorhandenen drei Archegonien wird das mittlere zuerst angelegt.

Die vorliegende Arbeit wurde im botanischen Institut der Universität zu Marburg (Lahn) ausgeführt.

Meinem hochverehrten Lehrer, Herrn Professor Dr. P. Claussen, möchte ich an dieser Stelle meinen herzlichsten Dank aussprechen für die Anregung zu dieser Arbeit und für die fördernde Anteilnahme an der Durchführung der Untersuchungen.

VII. Literaturangabe.

A. Literatur über Salvinia.

1924. Lasser, H.: Zur Entwicklungsgeschichte des Prothalliums u. des Embryos bei Salvinia natans. Flora **117**, 171. Daselbst Literatur über Salvinia bis 1923.

1882. Heinricher, E.: Die näheren Vorgänge bei der Sporenbildung der Salvinia verglichen mit denen der übrigen Rhicocarpeen. Sitz. Ber. d. k. k. Akad. d. Wiss. Wien **1882**, **I. Abt.**, 494.

1926. Heitz, E.: Der Nachweis der Chromosomen. Ztschr. f. Botanik **18**, 618.

1934. Herzog, R.: Anatomische u. experimentell morphologische Untersuchung über die Gattung Salvinia. Planta **22**, 490.

1927. Junk, W.: Tabulae Biologicae IV. Chromosomenzahl von Salvinia, S. 16.

1929. Junk, W.: Tabulae Biologicae VII. Chromosomenzahl von Salvinia, S. 118.

1911. Kundt, A.: Die Entwicklung der Macro- und Microsporangien von Salvinia natans. Beihefte z. botan. Zentralbl. **27**, I. Abt., 26.

1928. Litardière, R. de: Observations cytologiques sur le Salvinia natans. Arch. de Bot. (Caen) **2**, 47.

1930. Wein, K.: Die Verbreitung der Salvinia natans im südwestl. Europa in ihrer Beziehung zum Vogelflug. Beitr. z. Systemat. u. Pflanzengeographie (Berlin-Dahlem), **VII**.

1933. Yuasa, A.: Studies in the cytology of Pteridophyta. IV. On the spermatozoids of Selaginella, Jsoëtes and Salvinia. Botanical Magazine, Tokyo **47**, 647.

B. Weiterhin benutzte Literatur.

1887. Campbell, D. H.: Zur Entwicklung der Spermatozoide. Ber. d. deutsch. botan. Ges. **5**, 120.

1890. Campbell, D. H.: Die ersten Keimungsstadien von Jsoëtes echinospora. Ber. d. deutsch. botan. Ges. **8**, 97.

1928. Goebel, K.: Organographie der Pflanzen I. Jena.

1930. Goebel, K.: Organographie d. Pflanzen II. Jena.

1931. Liebig, Joh.: Ergänzungen zur Entwicklungsgesch. von Jsoëtes lacustre. **Flora 125**, 321.

1923. Molisch, H.: Microchemie der Pflanzen. Jena.

1931. Mühldorf, A.: Ueber die Gestaltung u. d. Bau der Spermien bei Sphagnum. Beih. z. botan. Zentralbl. **47**, I. Abt., 169.

VIII. Figurenerklärung.

Tafel I.

Fig. 1a—1m: Microprothalliumentwicklung nach Totalpräparaten. Vergrößerung: 600fach.

Fig. 1a: Einzellige Spore.

Fig. 1b: Bildung der linsenförmigen Zelle (Wand 1).

Fig. 1c: Aufteilung der Prothalliummutterzelle in die Ursprungszelle des oberen spermatogenen Komplexes (U_1) und die generative Prothalliumzelle (Pg.), (Wand 2).

Fig. 1d: Aufteilung der generativen Prothalliumzelle in die Ursprungszelle des unteren spermatogenen Komplexes (U_2) und die vegetative Prothalliumzelle (Pv.), (Wand 3).

Fig. 1e—1h: Aufteilung der Ursprungszellen der spermatogenen Komplexe in zwei vegetative Zellen und die spermatogenen Zellen (Wand 4 u. 6, Wand 5 u. 7).

Fig. 1i—1k: Aufteilung der Mutterzelle in vier spermatogene Zellen (Wand 8 u. 9, 10 u. 10', 11 u. 11').

Fig. 1l: Entwickeltes Microprothallium (Flankenansicht).

Fig. 1m: Die spermatogenen Zellen sind entleert.

Fig. 2a—2m: Schnitte durch Microprothallien (Dicke 10 μ). Vergrößerung: 600fach.

Fig. 2a: Einzellige Spore, umgeben vom Perispor, mit den drei Rißlinien des Exospors.

Fig. 2b: Aufreißen des Exospors.

Fig. 2c: Querschnitt. Kern der linsenförmigen Zelle in Teilung; punktiert umrandet der Kern der Prothalliumhauptzelle (Hz.).

Fig. 2d—2i: Mediane Längsschnitte zu Fig. 1c—1h.

Fig. 2k: Frontaler Längsschnitt. Teilung des Kernes eines der spermatogenen Komplexe.

Fig. 2l: Querschnitt. Die der Viertelung des spermatogenen Komplexes vorausgehenden Kernteilungen.

Fig. 2m: Medianer Längsschnitt durch den oberen Teil eines entwickelten Microprothalliums.

Fig. 3a u. 3b: Spermatozoid-Begeißelung. Vergrößerung: 860fach.

Tafel II.

Fig. 1a—1c: Räumliche Darstellung eines entwickelten Microprothalliums. Vergrößerung: 1175fach.

Fig. 1a: Bauchseite.

Fig. 1b: Median aufgeschnitten.

Fig. 1c: Flankenansicht.

Fig. 2: Aufsicht auf das Perispor am Keimpol nach einem Plastilinmodell. Vergrößerung: 120fach.

Fig. 3: Hervorbrechendes Prothallium innerhalb des Perispors nach einem Plastilinmodell. Vergrößerung: 120fach.

Tafel III.

Fig. 1a—1c, 1e—2f, 3b u. 4b: Schnitte durch Macroprothallien (Dicke 10 μ). Vergrößerung: 160fach.

Fig. 1d, 3a, 3c u. 4a: Optische Schnitte durch ein totalpräpariertes Macroprothallium. Vergrößerung: 160fach.

Fig. 1a: Frontalschnitt durch eine einkernige Macrospore.

Fig. 1b: Sagittalschnitt durch ein zweizelliges Prothallium.

Fig. 1c: Medianschnitt durch ein junges Prothallium. En. Endospor, Ex = Exospor, Psp = Perispor.

Fig. 1d—1e: Medianschnitt durch ein älteres Prothallium.
1d: Wand E hat keinen Anschluß an Wand b.
1e: Wand E setzt sich auf Wand b auf. (Embryo 2zellig).

Fig. 2a—2f: Flächenschnitte durch junge Prothallien.

Fig. 2a: Einkernige Macrospore. Ex = Exospor.

Fig. 2b: Zweizelliges Prothallium.

Fig. 2c: Vordere Zelle halbiert durch die Wand H. Aufteilung der hinteren Zelle (= Ursprungszelle für das Gewebe des Höckers).

Fig. 2d: Etagenwand E mit Anschluß an Wand b (Schnitt etwas schräg zur Sporenlängsachse).

Fig. 2e: Etagenwand E ist als erste Wand in der vorderen Zelle angelegt.

Fig. 2f: Anlage des 1. Archegons (Ar. 1) durch die Wand A. Aufteilung der hinteren Zelle (Höckerbildung).

Fig. 3a—3c: Flächenschnitte durch ältere Prothallien.

Fig. 3a: Optischer Schnitt in Höhe der Eizelle des 1. Archegons.

Fig. 3b: Mikrotomschnitt in Höhe der Eizelle des 1. Archegons.

Fig. 3c: Optischer Schnitt unterhalb der Wand E.

Fig. 4a—4b: Frontalschnitte durch ältere Prothallien.

Fig. 4a: Optischer Schnitt in Höhe der drei Archegonien.

Fig. 4b: Mikrotomschnitt durch die Scheitelkante. Anlagen weiterer Archegonien (Ar.).

Tafel IV.

Fig. 1—6: Plastische Darstellung eines Spezialfalles der Macroprothalliumentwicklung nach einem Totalpräparat. Vergrößerung: 250fach.

Fig. 1: Rechte Flanke.

Fig. 2: Rechte Flanke und Vorderfläche.

Fig. 3: Linke Flanke.

Fig. 4: Linke Flanke und Vorderfläche.

Fig. 5: Vorderfläche.

Fig. 6: Aufsicht auf den aufgeteilten Höcker.

Fig. 7—8: Schematische Darstellung des Verlaufes der Wand E. Vergrößerung 250fach.

Fig. 7: Wand E findet Anschluß an die Oberfläche.

Fig. 8: Wand E trifft auf Wand b auf.

Tafel V.

Fig. 1a—4b: Einige der vielen Modifikationen der Prothalliumentwicklung in schematischer Darstellung. Vergrößerung: 250fach.

Fig. 1a—1b: Rechte Flanke.

Fig. 2a—2b: Linke Flanke.

Fig. 3a—3b: Linke Flanke und Vorderfläche.

Fig. 4a—4b: Ansicht der Höckerseite von hinten.

Lebenslauf.

Am 30. November 1908 wurde ich, Karl Hans Göbel, als Sohn des jetzigen Zollinspektors Karl Göbel und seiner Ehefrau Wilhelmine, geb. Randhahn, in Braunschweig geboren. Ich besitze die deutsche Reichsangehörigkeit und bin evangelischen Bekenntnisses.

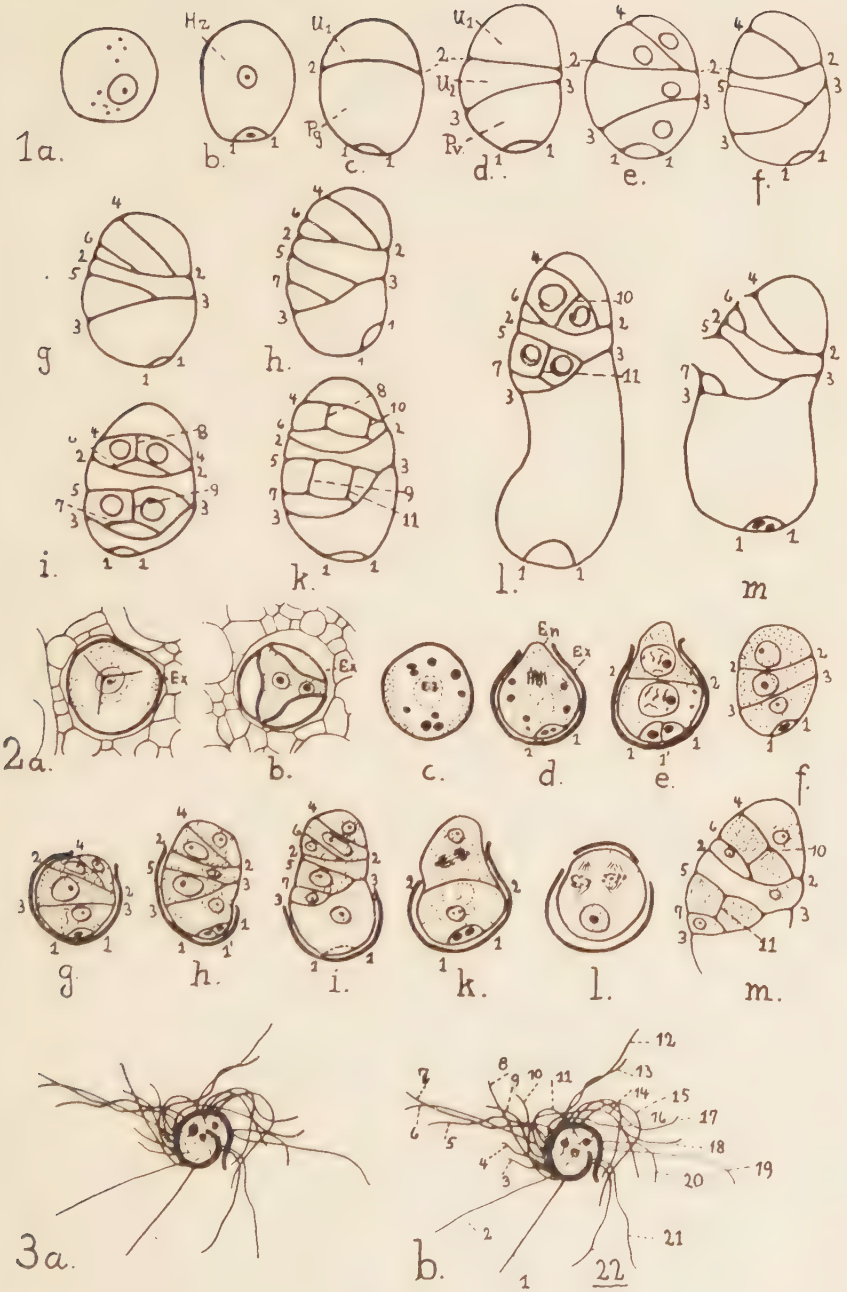
Von Ostern 1915 bis Ostern 1919 besuchte ich die Volksschule zu Königslutter bei Braunschweig. Ostern 1919 wurde ich in die Sexta des Humanistischen Gymnasiums zu Helmstedt aufgenommen. Von Herbst 1920 bis Herbst 1926 war ich Schüler des Humanistischen Gymnasiums zu Wolfenbüttel. Von Herbst 1926 ab besuchte ich das Humanistische Gymnasium in Gelsenkirchen, wo ich Ostern 1928 die Reifeprüfung bestand. Der zweimalige Schulwechsel war bedingt durch dienstliche Versetzungen meines Vaters und den damit verbundenen Wechsel des Wohnsitzes meiner Eltern.

Im Sommersemester 1928 bezog ich die Universität zu Marburg, um Biologie, Mathematik und Physik zu studieren. Das Rigorosum bestand ich am 10. April 1935.

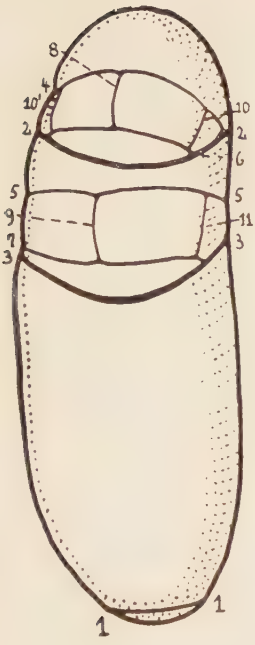
Meine akademischen Lehrer waren die Herren Professoren und Privatdozenten:

Alverdes, Claussen, Döpp, Eimer, Flößner, Geßner, Geh. Rat Grüneisen, v. Haffner, Hasse, Geh. Rat Hensel, Jaeck, Jaensch, Geh. Rat Korschelt, Krafft, Mahnke, Mattes, Meerwein, Neumann, Nordhausen, Pfannenstiel, Schlieper, F. A. Schulze, Schwantke, Tomaschek, Tönniges, Ullrich und Zühlke.

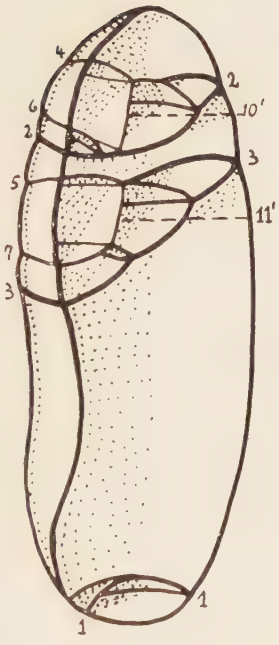
Ihnen allen bin ich für die Förderung meiner Ausbildung zu aufrichtigem Danke verpflichtet.



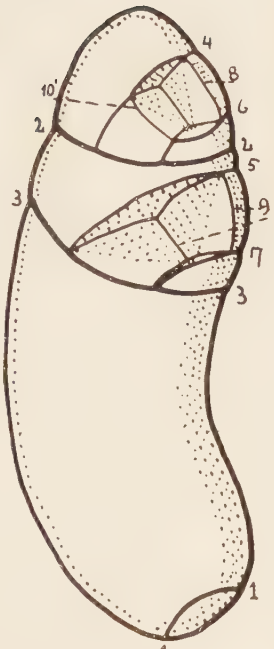
Tafel I.



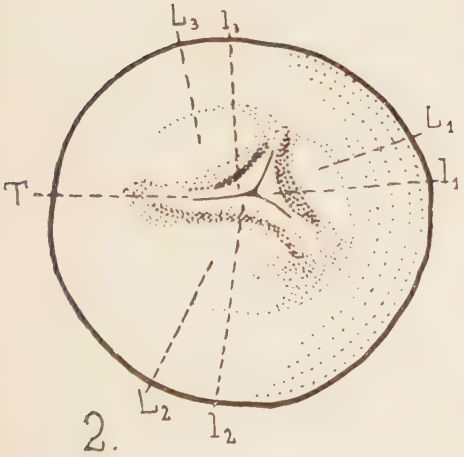
1a.



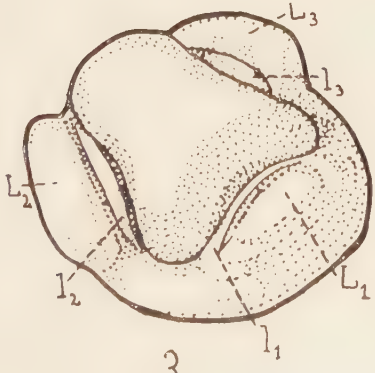
b.



c.

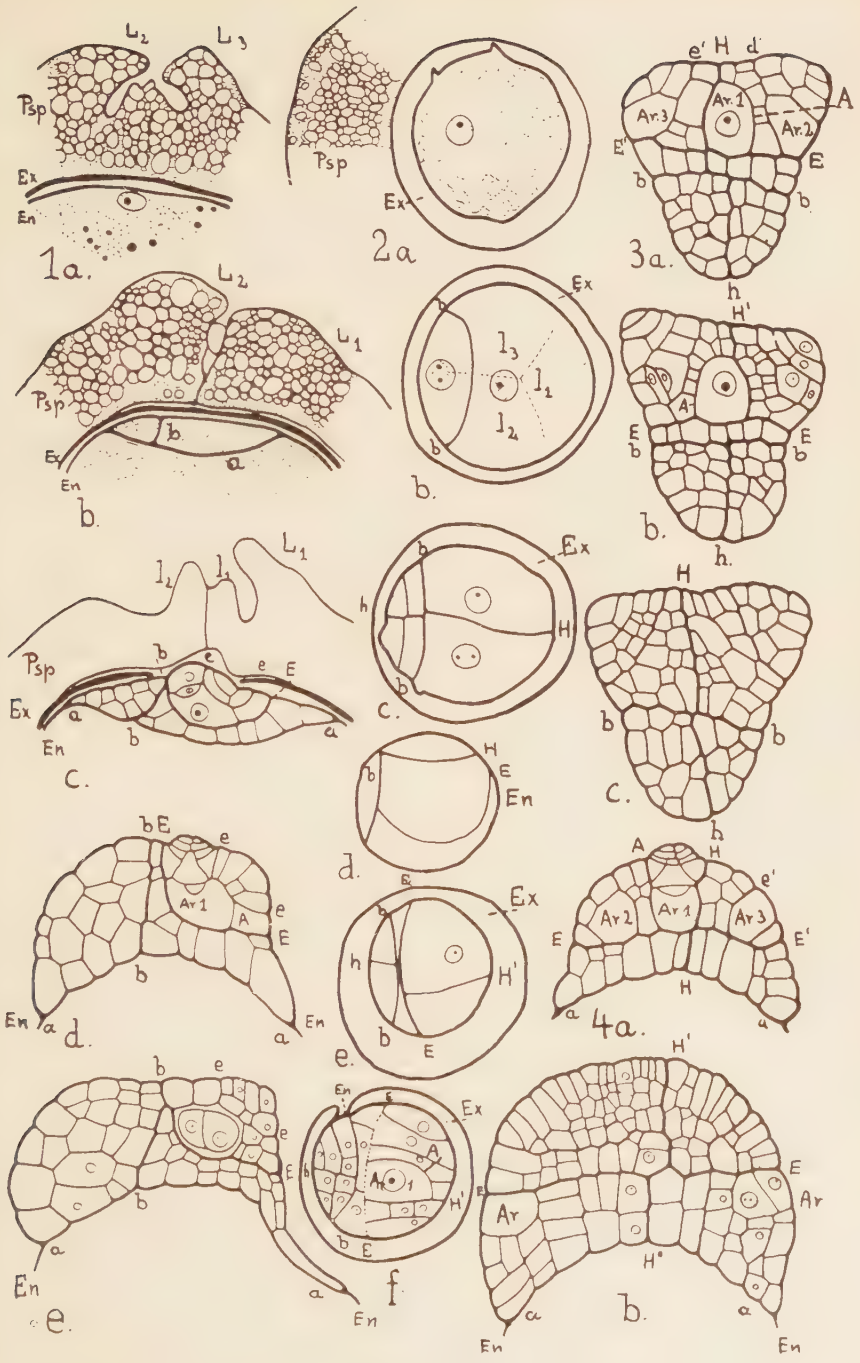


2.

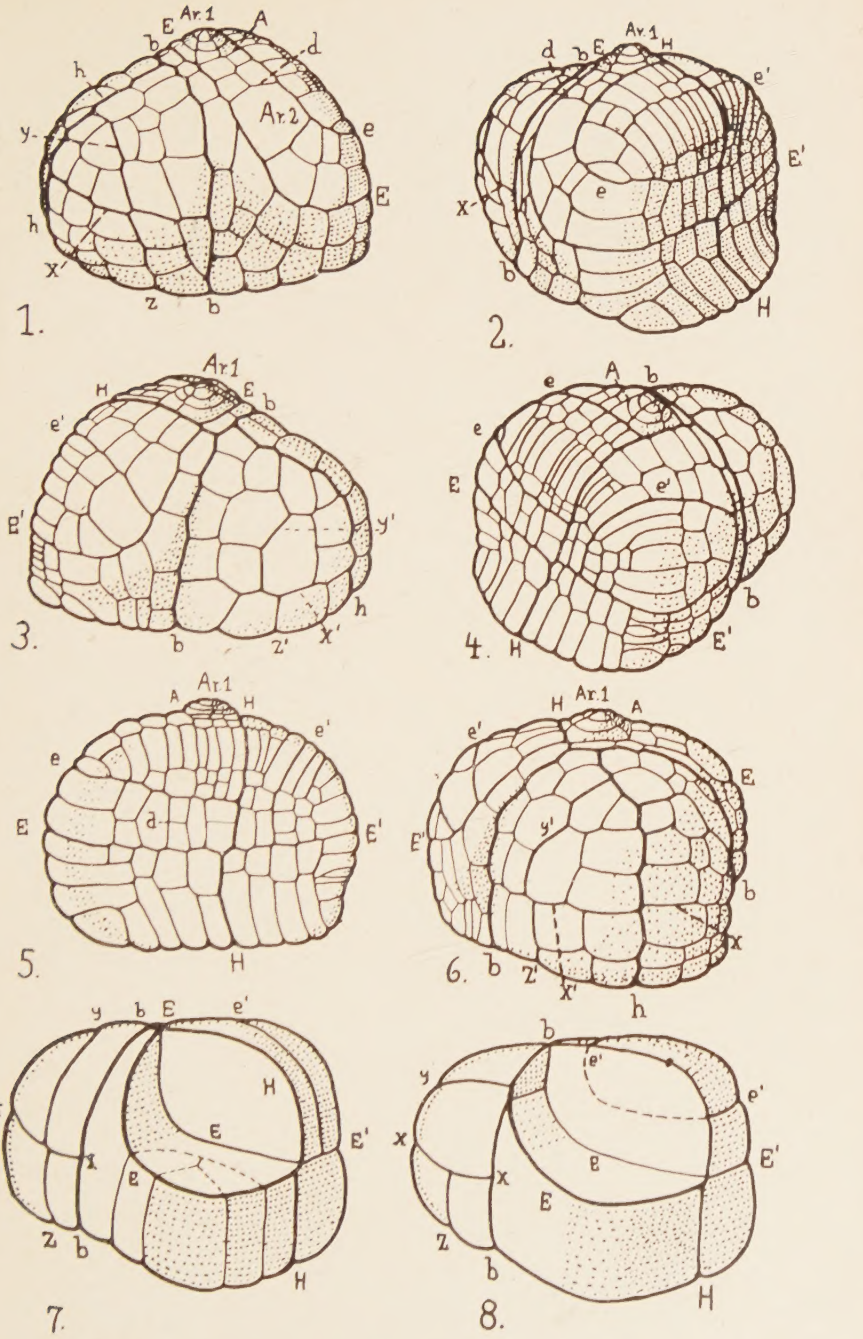


3.

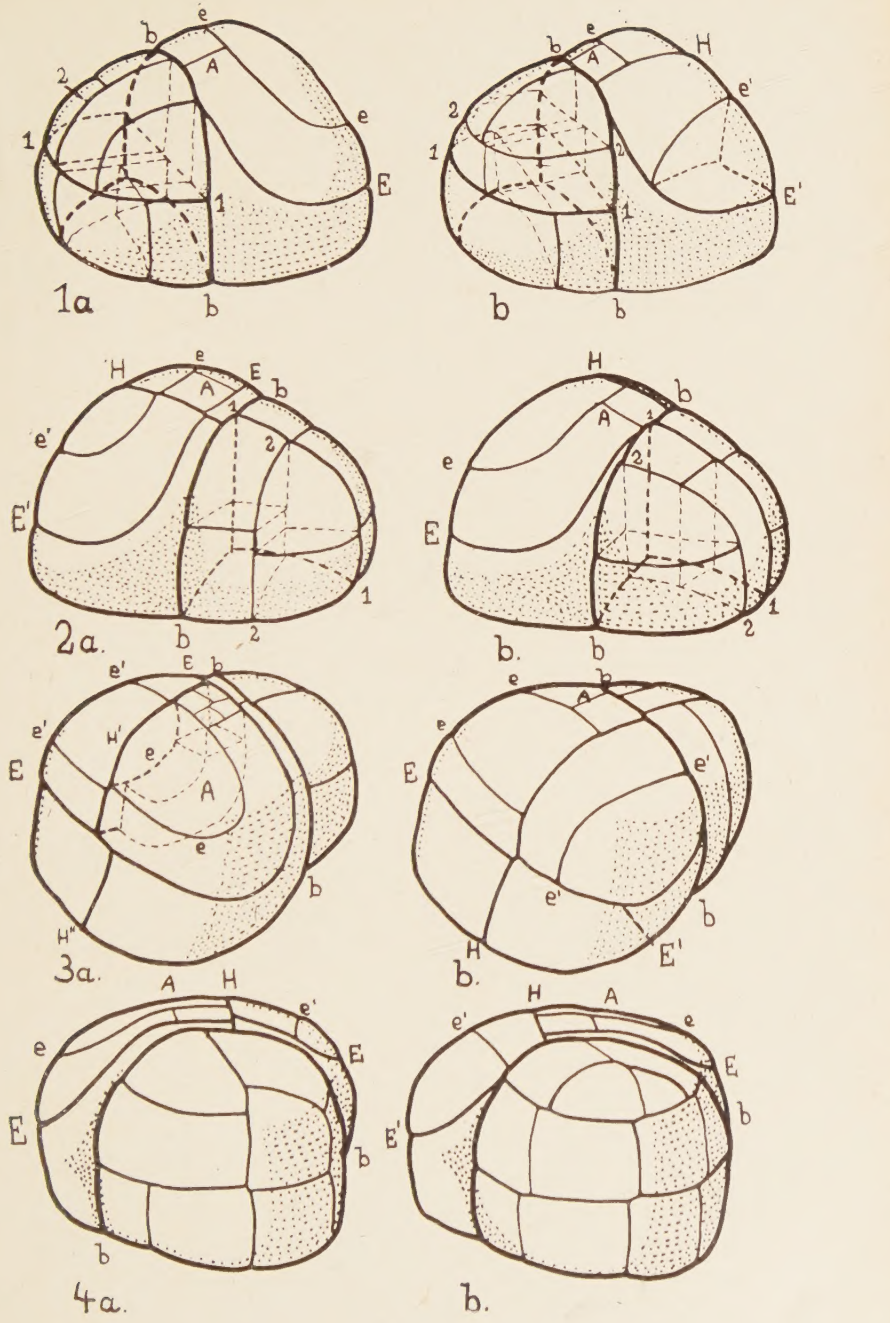
Tafel II.



Tafel III.



Tafel IV.



Tafel V.